

COMPORTAMENTO REPRODUTIVO E SELEÇÃO SEXUAL EM
DENDROPSOPHUS BIPUNCTATUS (SPIX, 1824) (ANURA, HYLIDAE)

HENRIQUE WOGEL^{1,2}

JOSÉ P. POMBAL JR.^{1,3}

ABSTRACT

*Studies on sexual selection in anuran amphibians show that some morphological and/or behavioral characteristics, such as size, vocalizations, and chorus tenure can influence male mating success. The goals of this study were (1) to describe the breeding behavior of males and females of *Dendropsophus bipunctatus*, (2) to assess male mating success, and (3) to verify the female preferences for specific acoustical properties performed by males through the two-choice calls trials. During courtship activities, males performed a stationary calling position followed by frequent small switches of calling sites that could enhance mating success, as signals were emitted from different directions. Larger or heavier males did not obtain a larger number of females, whereas chorus tenure was the only variable significantly related to the reproductive success of males. We observed high percentage fertilization rate among all size and mass ratios of males and females, as well as size and mass assortative mating. The results of the two choice trials show that females of *D. bipunctatus* prefer signals produced at high call-rate than lower ones.*

KEYWORDS: *Dendropsophus bipunctatus*, reproductive behavior, sexual selection, females preference trials, Atlantic rain forest.

INTRODUÇÃO

A seleção sexual ocorre quando há competição por parceiros sexuais gerando sucessos reprodutivos diferenciais entre indivíduos de uma população. Para que isto ocorra é necessário que recursos (parceiros sexuais) sejam escassos e que haja uma variação fenotípica (e genotípica) associada a benefícios diferenciais; ou seja, escolher deve ser compensatório. Assim, seleção sexual pode ser definida como uma

variação no sucesso reprodutivo decorrente da variação no número de parceiros sexuais obtidos (Wade, 1979). Segundo Summers (1992), uma forma mais completa de definir seleção sexual seria: um processo pelo qual indivíduos mais bem sucedidos em selecionar, atrair e competir por parceiros, alcançam maior sucesso reprodutivo do que aqueles que são menos bem sucedidos.

Seleção sexual pode também ser considerada como uma força seletiva fundamental na evolução

1. Departamento de Vertebrados, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

2. E-mail: hwogel@acd.ufrj.br

3. E-mail: pombal@acd.ufrj.br

do comportamento social, pois ela é capaz de afetar uma série de fenômenos biológicos como o grau de cuidado parental e de dimorfismo sexual, o tipo de sistema de acasalamento, a idade para a maturação sexual, a variação na proporção sexual, dentre outros (Howard, 1980; Zahavi & Zahavi, 1997; Miller, 2001).

Estudos sobre o sucesso de acasalamento em anfíbios anuros mostram que determinadas características morfológicas e/ou comportamentais, como o comprimento rostro-cloacal (CRC), as vocalizações (e.g. frequência, duração e taxa de repetição do canto), o número de noites de participação no coro e a ocupação de áreas específicas em uma poça, podem influenciar o sucesso reprodutivo dos machos (e.g. Haddad & Cardoso, 1992; Bastos & Haddad, 1999; Hobel, 2000; Given, 2002; Gutiérrez & Lüddecke, 2002; Tsuji, 2004; Wogel *et al.* 2005).

Tradicionalmente, competição entre machos (seleção intrasexual) e escolha de parceiros pelas fêmeas (seleção intersexual) têm sido identificados como os mecanismos responsáveis pelos acasalamentos não aleatórios, ainda que revisões recentes mostrem que eles não são os únicos (Andersson, 1994; Murphy, 1998). Enquanto disputas entre machos são mais importantes nas espécies de reprodução explosiva (senso Wells, 1977), onde machos maiores obtêm mais acasalamentos como um resultado de seus maiores sucessos nas interações agonísticas, escolha de parceiros pelas fêmeas ocorre predominantemente em espécies de reprodução prolongada devido, simplesmente, a maior oportunidade de escolha das fêmeas nos sítios reprodutivos (Sullivan *et al.*, 1995). Entretanto, independente da ocorrência de preferências de acasalamento pelas fêmeas, nas espécies onde machos formam arenas reprodutivas (leques), o número de noites que machos estão presente no coro pode influenciar fortemente o sucesso reprodutivo destes (e.g. Murphy, 1994; Bertram *et al.*, 1996; Hobel, 2000; Given, 2002; Wogel *et al.*, 2005).

Com relação ao comportamento vocal dos machos de anuros, estudos prévios têm mostrado que fêmeas de várias espécies exibem preferências por propriedades acústicas envolvidas com um alto gasto energético (Gerhardt & Huber, 2002). Dessa forma, cantos com alta taxa de repetição, alta intensidade ou de longa duração são mais escolhidos pelas fêmeas em testes experimentais (ver revisões em Sullivan *et al.*, 1995; Gerhardt & Huber, 2002). Nesse caso, a evolução das preferências de acasalamento das fêmeas tem sido explicada através da hipótese dos bons genes (Zahavi & Zahavi, 1997) ou, alternativamente,

por meio de um mecanismo denominado “processo trajetória” (Krebs & Davies, 1996; do inglês “runaway sexual selection”, hipótese formulada por Fisher, 1930). Em ambos os modelos, as fêmeas beneficiam-se indiretamente e características preferidas dos machos e preferências das fêmeas podem estar geneticamente correlacionadas (Andersson, 1994; Krebs & Davies, 1996).

Finalmente, ainda que os machos não forneçam qualquer tipo de recurso às fêmeas nas espécies que se organizam em sistema de leques (não defendem sítios de oviposição, nem cuidam da prole), eles podem beneficiá-las diretamente, fertilizando um maior número possível de óvulos. Sabendo que a fertilização externa é amplamente difundida em anuros, Licht (1976) sugeriu que tamanhos corporais similares de machos e fêmeas em amplexo poderiam facilitar a fertilização, uma vez que suas cloacas ficariam justapostas. Alternativamente, Wogel *et al.* (2005), argumentaram que altas taxas de fertilização podem ser alcançadas por casais com tamanhos corporais variados entre eles, especialmente nas espécies onde o casal exibe alguma postura peculiar durante a oviposição, alinhando suas cloacas. Dessa forma, nos leques poligínicos, as escolhas das fêmeas não estariam somente voltadas para um benefício a sua prole (seleção indireta), mas também a um aumento do próprio sucesso reprodutivo (seleção direta; ou seja, a evolução das preferências sexuais das fêmeas nas espécies em leque é possível) (veja Reynolds & Gross, 1990; Kirkpatrick & Ryan, 1991).

Neste estudo, examinou-se o comportamento reprodutivo de *Dendropsophus bipunctatus* (Spix, 1824) em ambos os sexos no coro, o sucesso de acasalamento dos machos, bem como as preferências das fêmeas a determinadas propriedades acústicas exibidas por machos durante suas atividades de vocalização. Partindo da premissa que o sistema de acasalamento da espécie em questão é definido como leque, os objetivos específicos foram: (1) determinar a influência do tamanho, massa e número de noites no sucesso reprodutivo dos machos; (2) verificar se fêmeas escolhem machos de tamanho ou massa proporcional as suas respectivas dimensões; (3) examinar se o tamanho ou a massa do casal exerce influência sobre a taxa de fertilização dos ovos; e, finalmente, (4) verificar experimentalmente se a variação na taxa de emissão dos cantos, bem como a forma pelo qual os cantos são emitidos, notas isoladas contínuas ou notas agrupadas (variações frequentemente exibidas pelos machos durante suas atividades de corte), exercem influência sobre as preferências de acasalamento das fêmeas.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi realizado em uma poça temporária (com aproximadamente 650 m²) de área predominantemente aberta e estrutura fitofisionômica bastante heterogênea, localizada no interior de um grande fragmento de Mata Atlântica na Reserva Biológica União (22°25'03"S, 42°02'10"W), Município de Rio das Ostras, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

Procedimentos gerais

A poça foi visitada durante cinco anos consecutivos (2002 a 2006), totalizando 600 horas em 114 dias de observação. Os períodos mais longos de observação compreenderam os meses de setembro de 2002 a maio de 2003 e agosto de 2003 a julho de 2004. Experimentos e observações naturalísticas complementares ocorreram nos anos de 2005 e 2006. Viagens ao campo foram realizadas mensalmente com permanência média de sete dias na área de estudo. Atividades de observação se iniciaram às 17:00 h e terminaram somente depois de cessada a atividade de vocalização, aproximadamente às 24:00 h. Indivíduos eram exaustivamente procurados ao longo da noite e anotados os locais de captura, data e horário. O tamanho de machos e fêmeas (CRC, comprimento rostro-cloacal) foi medido com paquímetro (precisão 0,1 mm) e suas massas tomadas com dinamômetro manual Pesola® (precisão 0,05 g). Casais em amplexo eram acondicionados em sacos plásticos umedecidos para posterior verificação de seus CRCs e massas e, posteriormente, libertados. No dia seguinte, após a oviposição, as desovas eram mantidas nos seus respectivos sacos plásticos por 24 horas e depois fixadas em formol 5% para contagem do número de ovos totais e ovos não fertilizados. Todos os indivíduos foram individualmente marcados segundo a técnica de amputação de artelhos (Martof, 1953). Para observações do comportamento social utilizaram-se os métodos de amostragem de "todas as ocorrências" e "animal focal" (Martin & Bateson, 1993; Del-Claro, 2004), com auxílio de lanterna manual. Tais observações eram registradas no campo em microcassete. Para cada indivíduo destinou-se um período de amostragem de aproximadamente 10 a 15 minutos ou até que um determinado comportamento, aparentemente, se finalizasse.

Machos capturados em amplexo foram classificados como "machos em amplexo em grupo" (MAG,

machos com pelo menos um macho próximo em um raio de 1,5 m) ou "machos em amplexo isolados" (MAI, machos com todos os demais machos afastados por uma distância superior a 1,5 m). O CRC e a massa dos machos em amplexo e machos solteiros (machos que não se acasalaram) foram comparados em três diferentes escalas: (1) sazonal (todos os machos em amplexo vs. todos os machos solteiros capturados na estação reprodutiva); (2) por noites (todos os machos em amplexo vs. todos os machos solteiros presentes nas noites que foram observados casais em amplexo) e (3) de grupos (MAG vs. seus machos solteiros vizinhos). A variável – número de noites de participação no coro – foi somente analisada na primeira escala. A comparação em escala sazonal entre machos quanto ao sucesso reprodutivo é uma análise comumente usada para se estimar uma seleção fenotípica geral na população (Sullivan *et al.*, 1995), enquanto as outras duas análises são consideradas escalas nas quais fêmeas poderiam potencialmente avaliar as características fenotípicas de seus parceiros sexuais (Ryan, 1983; Gerhardt *et al.*, 1987; Morrison *et al.*, 2001; Murphy & Gerhardt, 2002).

Registro das vocalizações e os experimentos de *playback*

As vocalizações dos machos foram gravadas utilizando-se gravador Marantz PMD 222 com microfone unidirecional (Le Son SM-48) a 50 cm dos indivíduos. Os cantos usados nos experimentos de preferência das fêmeas foram confeccionados utilizando o programa Cool Edit Pro 2.1 e gravados em um CD-R (compact disc recordable). Todos os cantos foram formados por seqüências de uma mesma nota repetida várias vezes no período de um minuto. A nota escolhida para produzir os cantos artificiais foi retirada da seqüência de vocalização de anúncio de um macho com tamanho médio da população (CRC = 27,8 mm; Wogel, 2005). Os parâmetros acústicos do canto selecionado foram: duração do canto (0,034 s), número de pulsos (5 pulsos) e freqüência dominante (5426 Hz), também representando valores médios da população. De acordo com o comportamento vocal dos machos de *D. bipunctatus* foram realizados dois tipos de experimentos, a fim de observar se determinadas características acústicas influenciam o sucesso reprodutivo dos machos baseado na preferência de acasalamento das fêmeas. Cada teste foi composto por duas opções de escolha (ver abaixo).

Os experimentos para verificar as preferências das fêmeas pelos cantos artificiais foram realizados

durante o período reprodutivo da espécie. A cada noite fêmeas solteiras e casais em amplexo eram procurados na poça e, quando encontrados, eram acondicionados em sacos plásticos e levados até o laboratório. Os experimentos ocorreram no chão de um ambiente fechado com aproximadamente 20 m², iluminado apenas com lanternas manuais de luz vermelha. Dois alto-falantes foram posicionados em lados opostos distando entre si 1,20 m (Fig. 1). Atrás dos alto-falantes e nas duas laterais da arena experimental foram colocados colchões de espuma. Uma fêmea por vez foi cuidadosamente colocada no chão (o ambiente era previamente borrifado com água), equidistante dos alto-falantes (80 cm) e sobre ela, uma pequena caixa plástica transparente a retendo por um período de aclimação de três a cinco minutos. O volume do aparelho de som foi previamente ajustado para que ambos os cantos fossem emitidos a 78 dB (intensidade sonora aferida com decibímetro, marca ICCEL Manaus, DL-4050, a 80 cm do macho).

Durante o período de aclimação, cada canto era emitido separadamente e alternadamente em cada alto-falante. Os cantos continuavam desta forma até que a fêmea realizasse sua escolha quando a caixa era cuidadosamente retirada. Foi considerada uma escolha somente quando a fêmea tocasse o alto-falante ou permanecesse por cerca de 10 a 15 cm de distância do mesmo por aproximadamente 10 s ou mais. Após cada escolha, toda sequência de preparação com a fêmea era realizada novamente. Os alto-falantes também eram invertidos de modo que cada canto fosse emitido em lados diferentes a cada teste (réplicas).

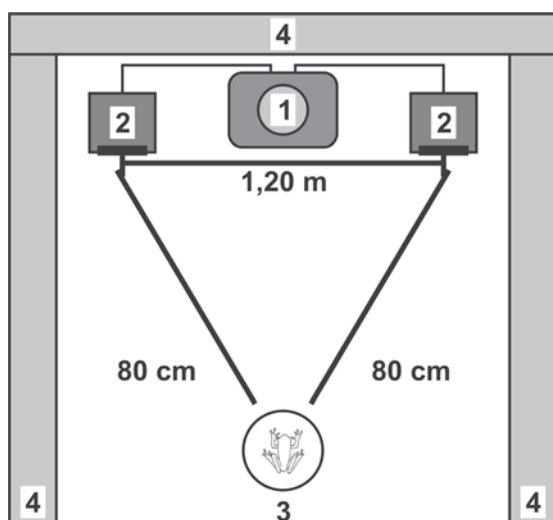


FIGURA 1. Desenho esquemático da arena experimental para os testes de *playback* com fêmeas de *Dendropsophus bipunctatus*. 1, Aparelho de som CD player; 2, Alto-falantes; 3, fêmea sob caixa plástica e 4, colchões de espuma.

Cada fêmea foi testada três vezes e uma mesma fêmea participou de apenas um dos testes.

Teste 1 – opção de escolha entre cantos com taxa de repetição baixa e alta: durante suas atividades reprodutivas, machos emitiram, em média, $87,0 \pm 41,5$ notas/min (amplitude = 6,0-178,0; N = 107 machos; Wogel, 2005). Cantos com baixa e alta taxa de repetição foram produzidos baseados na fórmula: “média de notas emitidas – DP de notas emitidas” e “média de notas emitidas + DP de notas emitidas” (DP = desvio padrão), respectivamente. Assim, como opções de escolha às fêmeas foram apresentados cantos de 46 notas/minuto (baixa taxa de repetição) e 128 notas/min (alta taxa de repetição).

Teste 2 – opção de escolha entre cantos com uma nota emitida continuamente e cantos com várias notas agrupadas; ambas escolhas com a mesma taxa de repetição (notas/min): o número de notas por canto de *D. bipunctatus* variou de uma a 14 notas agrupadas (mediana = 1; N = 107 machos; Wogel, 2005). Neste caso, foram construídos dois testes distintos. Em ambos, como opção de notas emitidas continuamente, apresentou-se uma sequência com 140 cantos/min (cada canto formado por apenas uma nota). Como segunda opção no primeiro teste produziu-se uma sequência de 20 cantos/min (com cada canto composto por 7 notas agrupadas) e, no segundo teste, uma sequência de 10 cantos/min (com cada canto composto por 14 notas agrupadas). Todas as opções de *playback* apresentaram 140 notas/min.

RESULTADOS

Comportamento de machos e fêmeas no coro

Durante as atividades de corte, machos de *Dendropsophus bipunctatus* emitiam seus sinais acústicos, geralmente, o canto de anúncio, a partir da vegetação marginal arbustiva ou emergente a uma altura média de $40,6 \pm 17,9$ cm (10-80 cm; N = 45). O comportamento exibido pelos machos, sempre vocalizando, consistia de períodos de imobilidade seguidos de repentinas mudanças na posição do corpo (rotações do corpo em seu próprio eixo). Às vezes, indivíduos podiam também caminhar lentamente pela vegetação adjacente, em um raio de 15 a 20 cm, e estabelecer um novo sítio de vocalização.

A formação de casais foi observada em seis ocasiões. Em todas elas, as fêmeas pareceram escolher livremente seu parceiro sexual. De um modo geral, a

fêmea se aproxima lentamente de um macho, quando, entre 5 a 10 cm de distância permanece estacionária. Terminada a aproximação, o macho, sempre vocalizando, caminha ou salta até próximo à fêmea. Uma vez ao seu lado, o macho sobe no dorso da fêmea, realizando amplexo axilar (Fig. 2). Em nenhuma dessas formações de casais foi observado contato prévio entre os indivíduos. Todos os casais após o amplexo permaneceram imóveis por até, aproximadamente, três horas. Movimentos se restringiram a pequenos deslocamentos ou rotações dos corpos efetuados pelas fêmeas. Machos cessavam suas vocalizações em amplexo.

Em três ocasiões diferentes observou-se uma fêmea deslocando-se por três machos posicionados um próximo ao outro, sem que nenhum deles conseguisse amplexo. Em uma dessas observações, a fêmea levou dois minutos deslocando-se entre os machos. Também foram observadas fêmeas se afastando de machos que tentavam amplexo quando essas ainda se aproximavam deles.

Tentativas de acasalamento heteroespecífico também foram observadas. Um episódio aconteceu entre uma fêmea de *Dendropsophus bipunctatus* e um macho de *D. elegans*. Ao saltar para uma folha próxima onde o macho vocalizava, este tentou abraçar rapidamente a fêmea que, aos primeiros toques do macho, saltou para vegetação a sua frente. Apenas um casal heteroespecífico foi observado na poça, sendo uma fêmea de *D. bipunctatus* e um macho de *D. decipiens*. O casal foi capturado e ovípuseram durante a noite. A maioria dos ovos apresentaram desenvolvimento embrionário inicial, mas nenhum foi viável.

Seleção sexual

Dos 600 machos capturados durante o período de amostragem, 35,5% (N = 213 machos) obtiveram amplexo. Destes, 86,4% acasalaram-se uma vez, 11,7% duas, apenas dois machos acasalaram-se com três fêmeas, um obteve quatro e outro indivíduo conseguiu cinco fêmeas. O intervalo médio entre acasalamentos, para machos que se reproduziram mais de uma vez dentro de uma mesma estação reprodutiva, foi de quatro dias (amplitude = 1-126 dias; N = 34 intervalos). Somente dois machos que conseguiram uma fêmea na primeira estação (novembro de 2002 a março de 2003), também acasalaram-se na segunda estação reprodutiva (novembro de 2003 a fevereiro de 2004). Os intervalos entre esses acasalamentos foram de 365 e 397 dias.



FIGURA 2. Casal em amplexo de *Dendropsophus bipunctatus* empoilado em vegetação herbácea emergente na área de estudo.

Acasalamentos não aleatórios em *Dendropsophus bipunctatus* foram detectados somente em escala sazonal com relação ao número de noites em atividade de vocalização no coro (Tabela 1). Os resultados da análise de regressão múltipla do CRC, massa e número de noites sobre o sucesso de acasalamento dos machos mostraram que, o número de noites foi a única variável correlacionada significativamente com o sucesso de acasalamento (Tabela 2). Do total de 248 acasalamentos observados, 68% (N = 168) dos machos em amplexo foram classificados como machos em amplexo em grupo (MAG) e o restante, 32% (N = 80), como machos em amplexo isolados (MAI). O número de MAG ($5,7 \pm 9,0$) e o número de MAI ($2,8 \pm 3,6$) foi significativamente diferentes a cada noite (N = 29 noites, teste t-pareado: diferença entre grupos = $2,9 \pm 7,1$; $t = 2,20$; $P = 0,04$), e ambos foram positivamente correlacionados com o tamanho do coro reprodutivo (MAG: coeficiente de correlação de Spearman: $r_s = 0,81$; $P < 0,001$; MAI: $r_s = 0,49$; $P < 0,001$). O número de machos presente em cada grupo variou de dois a oito (mediana = 2,0; N = 82 grupos). Machos em amplexo em grupo (CRC: $27,4 \pm 0,9$ mm; massa: $1,03 \pm 0,11$ g) e MAI (CRC: $27,5 \pm 0,7$ mm; massa: $1,01 \pm 0,10$ g) não diferiram quanto ao tamanho ($t = -0,79$; $P = 0,43$), porém foram levemente mais pesados ($t = 2,09$; $P = 0,04$). Em nenhuma das duas escalas onde as fêmeas poderiam potencialmente avaliar seus parceiros sexuais, machos maiores obtiveram maior sucesso de acasalamento. Apenas nas comparações entre noites, machos em amplexo foram menos pesados que os solteiros (Tabela 1).

Houve acasalamentos por classe de tamanho ($r = 0,23$; $p = 0,0001$; N = 247) e de massa ($r = 0,23$;

TABELA 1. Comparações do comprimento rostro-cloacal (CRC), massa e número de noites de machos em amplexo e machos solteiros (machos que não se acasalaram) de *Dendropsophus bipunctatus* em escala sazonal (teste-t de Student e teste-U de Mann-Whitney), por noites e de grupos (teste-t pareado).

(a) Escala sazonal	Machos em amplexo ^a	Machos solteiros ^b	
CRC (mm)	27,5 ± 0,9; N = 213	27,5 ± 1,0; N = 384	t = 0,30; P = 0,77
Massa (g)	1,05 ± 0,11; N = 212	1,04 ± 0,12; N = 362	t = -1,72; P = 0,09
Número de noites	2; 1 – 13; N = 213	1; 1 – 8; N = 387	U = 25020,5; Z = -7,97; P < 0,0001
(b) Escala por noites	Machos em amplexo ^a	Machos solteiros ^c	
CRC (mm)	27,4 ± 0,5	27,5 ± 0,4	
N = 29 noites, diferença entre grupos:	0,1 ± 0,6; t = 1,38; P = 0,18		
Massa (g)	0,99 ± 0,61	1,05 ± 0,51	
N = 29 noites, diferença entre grupos:	0,06 ± 0,07; t = 4,87; P < 0,001		
(c) Escala de grupos	Machos em amplexo em grupo	Machos solteiros vizinhos	
CRC (mm)	27,4 ± 0,5	27,6 ± 0,6	
N = 21 grupos, diferença entre grupos:	0,2 ± 0,6; t = -1,45; P = 0,16		
Massa (g)	1,00 ± 0,07	1,01 ± 0,11	
N = 21 grupos, diferença entre grupos:	0,01 ± 0,10; t = -0,47; P = 0,65		

^{a, b} todos os machos em amplexo e solteiros capturados;^c machos solteiros presentes nas noites com casais em amplexo.**TABELA 2.** Regressão múltipla do sucesso de acasalamento dos machos de *Dendropsophus bipunctatus* sobre o comprimento rostro-cloacal (CRC), massa e o número de noites em atividade nos coros reprodutivos.

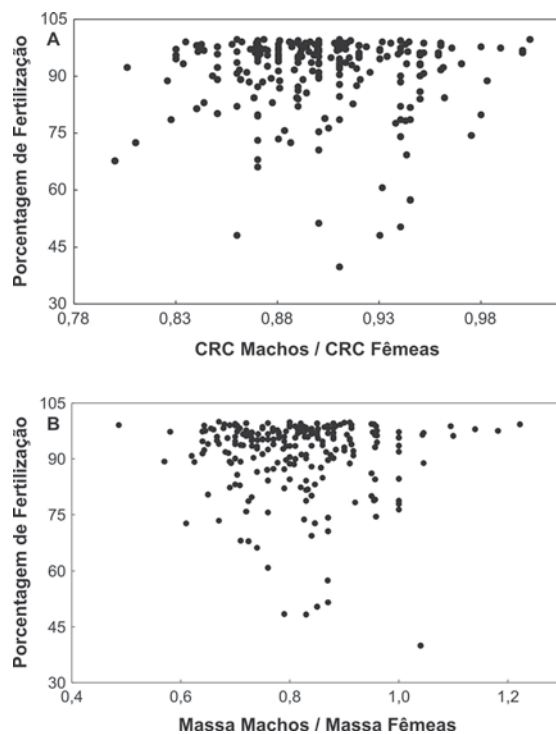
Variáveis independentes	β	Erro Padrão	t	p
CRC (mm)	-0,04	0,04	-0,81	0,42
Massa (g)	0,05	0,04	1,02	0,31
Número de noites	0,44	0,04	11,50	0,0000001

β Coeficiente de regressão padronizado; variável dependente: sucesso de acasalamento [R² = 0,20; F = 48,7; p = 0,0000001; N = 571 (Durbin-Watson d = 1,35, correlação serial dos resíduos = 0,32)].

p = 0,001; N = 247) de machos e fêmeas em amplexo. Altas porcentagens de fertilização foram registradas para a maioria das razões obtidas entre os CRCs (Fig. 3A) e massas (Fig. 3B) de machos e fêmeas em amplexo. A mediana da porcentagem de fertilização dos ovos foi de 95% (amplitude = 40-100; N = 194) (Fig. 4). Entretanto, a taxa de fertilização dos ovos de *D. bipunctatus* não foi influenciada por essas mesmas razões ($r_s = 0,006$; p = 0,92 N = 227 e $r_s = 0,06$; p = 0,93; N = 227, respectivamente).

Experimentos de *playback* com fêmeas

A análise dos resultados dos experimentos com as fêmeas mostrou uma preferência por cantos com maior taxa de repetição (100% das fêmeas testadas escolheram cantos com 128 notas/min vs. cantos com 46 notas/min; N = 12 fêmeas). Com relação ao experimento de preferência por cantos emitidos continuamente ou agrupados, não foi encontrada diferença significativa nos dois testes realizados (140 notas/min vs. 20 cantos/min com 7 notas cada canto: teste-t pareado; diferença entre grupos: 0,1 ± 2,0; t = 0,13; p = 0,90; N = 14 fêmeas; 140 notas/min vs. 10 cantos/min com 14 notas cada canto: teste-t pareado;

**FIGURA 3.** Porcentagem de fertilização das desovas de *Dendropsophus bipunctatus* em função da razão entre o comprimento rostro-cloacal (CRC) (A) e a massa (B) de machos e fêmeas em amplexo.

diferença entre grupos: $1,0 \pm 3,5$; $t = 0,5$; $P = 0,67$; $N = 3$ fêmeas).

Alguns casais em amplexo ao serem colocados dentro do saco plástico podiam se separar. Do total de 10 casais que se separaram, nove machos voltaram a cantar após, aproximadamente, um minuto. De forma semelhante ao observado no campo, a fêmea se direcionava para o macho cantor, podendo ou não caminhar até próximo a ele e, permanecia imóvel. Após um pequeno salto até próximo a fêmea o macho a abraçava.

Durante os experimentos de *playback* as fêmeas exibiram dois padrões de movimentação distintos até a fonte emissora do canto. O mais comum foi o de caminhar diretamente para caixa de alto-falante em zigue-zague. O outro consistia de, além de caminhar em zigue-zague, as fêmeas podiam saltar para o colchão de espuma posicionado nas laterais (em local próximo ao alto-falante), permaneciam por alguns segundos a uma altura pouco maior que o alto-falante, desciam até o chão, rodeavam o alto-falante e, somente depois, faziam contato ou ficavam estacionárias em frente ao alto-falante. Nenhuma das fêmeas testadas mudou de direção entre sua retenção inicial e o alto-falante. Após liberada da caixa de confinamento, de modo geral, as fêmeas permaneciam um tempo imóveis antes de começar seu deslocamento.

De um total de 14 fêmeas capturadas em amplexo, apenas duas não completaram todos os testes experimentais (faziam apenas uma ou duas escolhas completas) e permaneceram muito tempo paradas (ca. 10 minutos) e foram, dessa forma, consideradas não receptivas. Por outro lado, das 13 fêmeas capturadas ainda solteiras na poça, todas foram consideradas não receptivas (nenhuma escolha foi realizada ou realizavam apenas uma durante o experimento). O tempo que fêmeas capturadas em amplexo leva-

vam até realizarem sua escolha foi de 60 s (mediana; amplitude = 20-210; $N = 60$), ao passo que fêmeas solteiras que realizaram apenas uma escolha levavam 130 s (amplitude = 40-300; $N = 6$).

DISCUSSÃO

Comportamento reprodutivo

Durante a corte, os períodos de imobilidade seguidos de mudanças na posição do corpo e do sítio de vocalização dos machos podem ser interpretados como uma estratégia para aumentar as chances de atrair fêmeas (veja Juncá, 1998; Guimarães & Bastos, 2003 para comportamento semelhante). Uma vez que não se conhece a localização ou as rotas que as fêmeas estão realizando na poça, a emissão do sinal acústico em diferentes direções pode conferir maior sucesso em atraí-las. Assim, se após determinado período de tempo em atividade, um macho não conseguir atrair uma fêmea de acordo com sua posição atual, mudá-la pode ser uma boa decisão. A mudança da localização inicialmente estabelecida pelo macho cantor pode, por exemplo, levar a um aumento da efetividade do sinal, devido às mudanças sociais e ambientais que o cercam (Emlen, 1976; Murphy & Gerhardt, 2002; Parris, 2002).

A existência da escolha de parceiros sexuais em *Dendropsophus bipunctatus* foi evidente considerando as aproximações das fêmeas aos machos individuais (comportamento comum de solicitação de amplexo) e rejeições de outros. Entretanto, embora escassos, os resultados desse estudo mostram que fêmeas podem não se acasalar com o primeiro macho que encontram no coro, contrastando, em parte, com as conclusões de Murphy & Gerhardt (2002) em um estudo sobre táticas de amostragem de machos em *Hyla gratiosa*. Assim, como também observado em outras espécies (e.g. *Hyla cinerea* Gerhardt *et al.*, 1987; *Hyla chrysoscelis* Morris, 1989; *Dendropsophus minutus* Haddad & Cardoso, 1992; *D. elegans* Bastos & Haddad, 1996; *Scinax rizibilis* Bastos & Haddad, 1999), é provável que fêmeas de *D. bipunctatus* amostram apenas uma parte do coro ou uns poucos machos cantores, ainda que a análise da escala de grupo (ver abaixo) não tenha identificado qualquer vantagem das características medidas sobre o sucesso reprodutivo dos machos.

Machos em amplexo que se separavam da fêmea quando colocados dentro do saco plástico começavam a vocalizar após alguns segundos. Como resposta, fêmeas logo se prontificavam a receber novamente o amplexo do seu parceiro. De um modo geral,

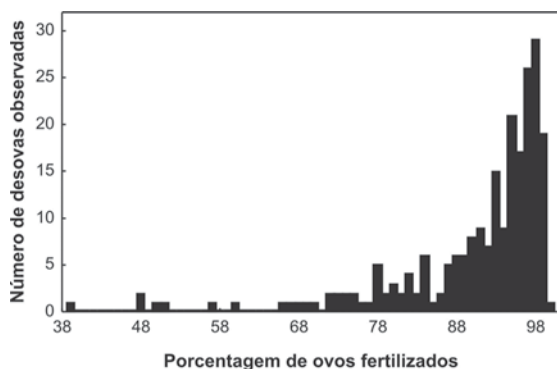


FIGURA 4. Distribuição da porcentagem de fertilização dos ovos de *Dendropsophus bipunctatus* obtidas de 227 casais em amplexo coletados em campo.

considerando que, a cada noite, fêmeas são recursos escassos (Andersson, 1994; Halliday & Tejedo, 1995; Sullivan *et al.*, 1995) e, portanto, relativamente difíceis de serem obtidas e, quando há preferência de acasalamento pelas fêmeas, encontrar machos “perfeitos” requer um certo custo para sua procura, este comportamento exibido pelos casais pode estar relacionado a um comportamento para evitar a perda de parceiros sexuais. Um rápido e novo amplexo do casal original livra-os de oportunismos por outros indivíduos e perda de tempo.

Durante os experimentos de *playback*, as fêmeas capturadas em amplexo se mostraram mais receptivas que as solteiras. Além disso, quando essas últimas realizavam suas escolhas, gastavam o dobro do tempo que as primeiras. Esses resultados, juntamente com o de Lopez & Narins (1991) não corroboram as conclusões de Murphy & Gerhardt (1996), onde fêmeas de *Hyla gratiosa* capturadas em amplexo foram tão receptivas quanto as fêmeas solteiras. Pode-se sugerir que fêmeas em amplexo de *D. bipunctatus* comportem-se mais intensamente de modo a reaver seu parceiro sexual, o que explicaria a maior receptividade destas aos experimentos de *playback*. Fêmeas em amplexo devem apresentar níveis hormonais mais altos estando mais aptas para o amplexo ou escolha.

Seleção sexual

Muitos estudos mostram que fêmeas acasalam-se com machos maiores e/ou mais pesados (e.g. Halliday & Tejedo, 1995; Bastos & Haddad, 1996; Tsuji, 2004), o que não foi encontrado nesse estudo. Além do mais, machos em amplexo não foram maiores nem mais pesados que machos solteiros nas escalas de comparações nas quais fêmeas poderiam avaliar os machos: escala por noites e de grupos. A única variável que foi significativamente relacionada com o sucesso reprodutivo dos machos foi o número de noites de participação no coro. Acasalamientos aleatórios com relação ao tamanho e massa parecem ser bastante comuns em anuros, assim como a existência de uma correlação entre sucesso reprodutivo e número de noites no coro (Martins, 1993; Bertram *et al.*, 1996; Bastos & Haddad, 1999; Morrison *et al.*, 2001; Wogel *et al.*, 2005). Contudo, o simples comparecimento no coro não garante uma parceira sexual considerando que: (1) há intensa competição intraespecífica, pois a cada noite de coro, em média, a razão sexual é de oito machos por fêmea (Wogel, 2005) e (2) há acasalamientos por classe de tamanho e de massa, juntamente com uma razoável preferência por machos agrupados

e que emitam cantos a uma taxa elevada de repetição (observação a partir de experimentos), indicando que fêmeas podem estar discriminando machos com relação a essas características (morfológicas e comportamentais), e tal fato limita ainda mais a escolha de um macho particular por uma determinada fêmea que tenha comparecido no coro.

Uma hipótese alternativa a ausência de uma vantagem de machos maiores nos acasalamientos pode estar relacionada à própria ausência ou pequena variação fenotípica com relação ao tamanho dos machos. De acordo com Parker (1983) e Hubbell & Johnson (1987), o padrão de acasalamento pode ser aleatório se a variação das características sexuais secundárias dos machos for pequena e se o tempo disponível para a formação dos casais for curto. Neste estudo, 86% (N = 516) dos machos apresentaram tamanho médio, enquanto apenas 8,7% (N = 52) apresentaram tamanho maior ou igual a 29,0 mm, aqui considerados grandes (Fig. 5). Dessa forma, podemos considerar que machos grandes foram raros nessa população.

Poucos estudos têm mostrado que pareamentos diferenciais entre machos e fêmeas podem influenciar a taxa de fertilização dos ovos (veja revisão em Wogel *et al.*, 2005) ou prover a prole com melhores representações genéticas (hipóteses dos bons genes; Zahavi & Zahavi, 1997; Gerhardt & Huber, 2002). Em ambos os contextos, todos esses fatores estariam beneficiando, respectivamente, direta e indiretamente as fêmeas devido as suas escolhas não aleatórias no coro. Por exemplo, correlações positivas entre benefícios indiretos e preferência por sinais com elevados valores temporais nas propriedades acústicas têm sido registradas em *Hyla versicolor* (Welch *et al.*, 1998; Doty & Welch, 2001). Esses estudos mostraram que os girinos de machos que emitiam cantos mais longos apre-

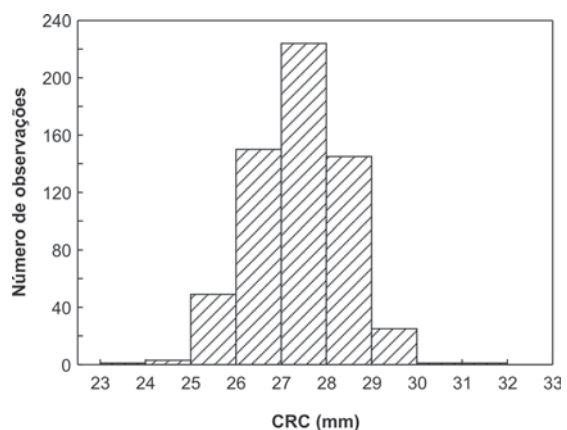


FIGURA 5. Distribuição do comprimento rostro-cloacal (CRC) dos machos de *Dendropsophus bipunctatus*.

sentavam características que conferiam maior taxa de sobrevivência. Em *Spea multiplicata* (Scaphiropodidae), entretanto, fêmeas podiam se beneficiar diretamente (obtendo maior sucesso de fertilização de seus óvulos) acasalando-se com machos que emitam cantos a uma taxa de repetição acima da média da população (Pfennig, 2000). Em *Dendropsophus bipunctatus*, a hipótese do aumento da taxa de fertilização em função das diferenças entre o tamanho ou a massa de machos e fêmeas em amplexo não foi suportada, uma vez que em todas essas razões foram encontradas altas taxas de fertilização. Porém, esse resultado não exclui o simples fato das fêmeas terem se acasalado justamente com aqueles machos que lhes conferiram tal benefício. Nesse caso, como as fêmeas demonstraram, experimentalmente, preferência por cantos com alta taxa de repetição, a possível escolha, no campo, de machos acusticamente vigorosos pode ter proporcionado um sucesso na taxa de fertilização dos óvulos. Além do mais, se houver uma correlação positiva entre taxa de repetição dos cantos e machos com bons genes em *D. bipunctatus* e, se tais parâmetros apresentarem uma base genética herdável, então é também possível que fêmeas estejam garantindo que sua prole receba um bom conjunto gênico paterno em função das suas preferências sexuais.

RESUMO

Estudos sobre o sucesso de acasalamento em anfíbios anuros mostram que determinadas características morfológicas e/ou comportamentais, como o tamanho, as vocalizações e o número de noites de participação no coro podem influenciar o sucesso reprodutivo dos machos. Este estudo teve como objetivos (1) descrever o comportamento reprodutivo de machos e fêmeas de Dendropsophus bipunctatus, (2) examinar o sucesso de acasalamento dos machos, bem como (3) verificar as preferências das fêmeas a certas propriedades acústicas exibidas por machos através de testes de playback. Durante as atividades de corte, machos apresentaram períodos de imobilidade seguidos de pequenos deslocamentos que pode ser interpretado como uma forma de aumentar suas chances de atrair uma fêmea, pois os sinais acústicos podem, dessa forma, ser emitidos em diferentes direções. Machos maiores ou mais pesados não obtiveram um maior número de fêmeas e o número de noites de participação no coro foi a única variável que foi significativamente correlacionada com o sucesso reprodutivo dos machos. Acasalamentos por classe de tamanho e massa foram observados nesta espécie e altas taxas de fertilização foram encontradas em todas as razões de tamanho e massa dos casais em amplexo coletados no campo. Os resultados dos experimentos com cantos (playback) mostraram que fêmeas exibem uma preferência por sinais

acústicos emitidos a uma elevada taxa de repetição do que aqueles emitidos a uma baixa taxa.

PALAVRAS-CHAVE: *Dendropsophus bipunctatus*, comportamento reprodutivo, seleção sexual, experimentos de preferência das fêmeas, Mata Atlântica

AGRADECIMENTOS

A Dra. Patrícia A. Abrunhosa (UERJ) pela inestimável companhia e ajuda nos trabalhos de campo e por diversas discussões e comentários durante todo o estudo; Marcos Bilate (MN/UFRJ) pela ajuda no campo, com o programa Cool Edit e confecção dos experimentos de *playback*. Aos professores Renato N. Feio (UFV), Ronaldo Fernandes (MN/UFRJ), Rogério P. Bastos (UFG) e Ulisses Caramaschi (MN/UFRJ) pela leitura de uma primeira versão; CNPq, FAPERJ e FAPESP pelos apoios financeiros.

REFERÊNCIAS

- ANDERSSON, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, New Jersey, 599p.
- BASTOS, R.P. & HADDAD, C.F.B. 1996. Breeding activity of the neotropical treefrog *Hyla elegans*. *Journal of Herpetology*, 30:355-360.
- BASTOS, R.P. & HADDAD, C.F.B. 1999. Atividade reprodutiva de *Scinax rixibilis* (Bokermann) (Anura, Hylidae) na Floresta Atlântica, sudeste do Brasil. *Revista brasileira de Zoologia*, 16:409-421.
- BERTRAM, S.; BERRILL, M. & NOL, E. 1996. Male mating success and variation in chorus attendance within and among breeding seasons in the gray treefrog (*Hyla versicolor*). *Copeia*, 3:729-734.
- DEL-CLARO, K. 2004. *Comportamento animal: uma introdução à ecologia comportamental*. Livraria Conceito, Jundiaí, 132p.
- DOTY, G.V. & WELCH, A.M. 2001. Advertisement call duration indicates good genes for offspring feeding rate in gray tree frogs (*Hyla versicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49:150-156.
- EMLEN, S.T. 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1:283-313.
- FISHER, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford, 280p.
- GERHARDT, H.C.; DANIEL, R.E.; PERRILL, S.A. & SCHRAMM, S. 1987. Mating behavior and success in the green treefrog. *Animal Behaviour*, 35:1490-1503.
- GERHARDT, H.C. & HUBER, F. 2002. *Acoustic Communication in Insects and Anurans: common problems and diverse solutions*. University of Chicago Press, Chicago and London, 531p.
- GIVEN, M.F. 2002. Interrelationships among calling effort, growth rate, and chorus tenure in *Bufo fowleri*. *Copeia*, 4:979-987.
- GUIMARÃES, L.D. & BASTOS, R.P. 2003. Vocalizações e interações acústicas em *Hyla raniceps* (Anura, Hylidae) durante a atividade reprodutiva. *Iberingia, Série Zoologia*: 93(2):149-158.
- GUTIÉRREZ, G. & LÜDDECKE, H. 2002. Mating pattern and hatching success in a population of the Andean frog *Hyla labialis*. *Amphibia-Reptilia*, 23:281-292.

- HADDAD, C.F.B. & CARDOSO, A. 1992. Elección del macho por la hembra de *Hyla minuta* (Amphibia: Anura). *Acta zoológica lilloana*, 41:81-91.
- HALLIDAY, T. & TEJEDO, M. 1995. Intrasexual selection and alternative mating behaviour. In: Heatwole, H. & Sullivan, B.K. (Eds.), *Amphibian biology*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, v.2, social behaviour, p.419-468.
- HOBEL, G. 2000. Reproductive ecology of *Hyla rosenbergi* in Costa Rica. *Herpetologica*, 56:446-454.
- HOWARD, R.D. 1980. Mating behaviour and mating success in woodfrogs, *Rana sylvatica*. *Animal Behaviour*, 28:705-716.
- HUBBELL, S.P. & JOHNSON, L.K. 1987. Environmental variance in lifetime reproductive success, mate choice, and sexual selection. *American Naturalist*, 130:91-112.
- JUNCÁ, F.A. 1998. Reproductive biology of *Colostethus stepheni* and *Colostethus marchesianus* (Dendrobatidae), with the description of a new anuran mating behavior. *Herpetologica*, 54:377-387.
- KIRKPATRICK, M. & RYAN, M.J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, 350:33-38.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. 1996. *Introdução à ecologia comportamental*. Atheneu Editora, São Paulo, 420p.
- LICHT, L.E. 1976. Sexual selection in toads (*Bufo americanus*). *Canadian Journal of Zoology*, 54:1277-1284.
- LOPEZ, P.T. & NARINS, P.M. 1991. Mate choice in the neotropical frog, *Eleutherodactylus coqui*. *Animal Behaviour*, 41:757-772.
- MARTIN, P. & BATESON, P. 1993. *Measuring behaviour: an introductory guide*. 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge, 222p.
- MARTINS, M. 1993. Observations on the reproductive behaviour of the smith frog, *Hyla faber*. *Herpetological Journal*, 3:31-34.
- MARTOF, B.S. 1953. Territoriality in the green frog, *Rana clamitans*. *Ecology*, 34:165-174.
- MILLER, G.F. 2001. *A mente seletiva: como a escolha sexual influenciou a evolução da natureza humana*. Editora Campos, Rio de Janeiro, 544p.
- MORRIS, M.R. 1989. Female choice of larger males in the treefrog *Hyla chrysoscelis*: the importance of identifying the scale of choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25:275-281.
- MORRISON, C.; HERO, J.-M. & SMITH, W.P. 2001. Mate selection in *Litoria chloris* and *Litoria xanthomera*: females prefer smaller males. *Austral Ecology*, 26:223-232.
- MURPHY, C.G. 1994. Chorus tenure of male barking treefrogs, *Hyla gratiosa*. *Animal Behaviour*, 48:763-777.
- MURPHY, C.G. 1998. Interaction-independent sexual selection and the mechanisms of sexual selection. *Evolution*, 52:8-18.
- MURPHY, C.G. & GERHARDT, H.C. 1996. Evaluating the design of mate-choice experiments: the effects of amplexus on mate choice by female barking treefrogs, *Hyla gratiosa*. *Animal Behaviour*, 51:881-890.
- MURPHY, C.G. & GERHARDT, H.C. 2002. Mate sampling by female barking treefrog (*Hyla gratiosa*). *Behavioral Ecology*, 13:472-480.
- PARKER, G.A. 1983. Mate quality and mating decision. In: Bateson, P. (Ed.), *Mate choice*. Cambridge University Press, Cambridge, p.141-166.
- PARRIS, K.M. 2002. More bang for your buck: the effect of caller position, habitat and chorus noise on the efficiency of calling in the spring peeper. *Ecological Modelling*, 156:213-224.
- PFENNIG, K.S. 2000. Female spadefoot toads compromises on mate quality to ensure conspecific mating. *Behavioral Ecology*, 11:220-227.
- REYNOLDS, J.D. & GROSS, M.R. 1990. Costs and benefits of female mate choice: is there a lek paradox? *American Naturalist*, 136:230-243.
- RYAN, M.J. 1983. Sexual selection and communication in a neotropical frog, *Physalaemus pustulosus*. *Evolution*, 37:261-272.
- SULLIVAN, B.K.; RYAN, M.J. & VERREL, P.A. 1995. Female choice and mating system structure. In: Heatwole, H. & Sullivan, B.K. (Eds.), *Amphibian biology*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, v.2, social behaviour, p.469-517.
- SUMMERS, K. 1992. Essay on contemporary issues in ethology: dart-poison frogs and the control of sexual selection. *Ethology*, 91:89-107.
- TSUJI, H. 2004. Reproductive ecology and mating success of male *Limnonectes kulii*, a fanged frog from Taiwan. *Herpetologica*, 60:155-167.
- WADE, M.J. 1979. Sexual selection and variance in reproductive success. *American Naturalist*, 114:742-747.
- WELCH, A.M.; SEMLITSCH, R.D. & GERHARDT, H.C. 1998. Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. *Science*, 280:1928-1930.
- WELLS, K.D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25:666-693.
- WOGEL, H. 2005. *Comportamento social de Dendropsophus bipunctatus* (Amphibia, Anura, Hylidae): organização do coro, seleção sexual e vocalização. (Tese de Doutorado). Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Rio de Janeiro, 120p.
- WOGEL, H.; ABRUNHOSA, P.A. & POMBAL JR., J.P. 2005. Breeding behaviour and mating success of *Phyllomedusa rohdei* (Anura, Hylidae) in south-eastern Brazil. *Journal of Natural History*, 39:2035-2045.
- ZAHAVI, A. & ZAHAVI, A. 1997. *The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle*. Oxford University Press, New York, 286p.

Recebido em: 18.01.2007

Aceito em: 02.07.2007

Impresso em: 06.09.2007



Publicado com o apoio financeiro do
Programa de Apoio às Publicações
Científicas Periódicas da USP